

АВТОГЕННОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ
НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ (CULICIDAE)

Н. В. Николаева

Институт экологии растений и животных Уральского научного центра
Академии наук СССР, Свердловск

В статье приводятся многолетние данные о встречаемости автогенных самок массовых видов комаров — *Aedes communis*, *A. pullatus*, *A. hexodontus*. Показано, что при разной численности популяции *A. communis* доля автогенных самок существенно не меняется, составляя 30.4—36.8%. Обсуждается высокая вариабельность в соотношении автогенных и неавтогенных особей в отдельных микропопуляциях этого вида в связи с неодинаковыми условиями личиночного развития.

Сравнительное изучение автогенности у кровососущих двукрылых привело к созданию гипотезы, согласно которой это явление первичное, унаследованное от некровососущих предков и подвергавшееся редукции в процессе эволюции (Глухова, 1979). Автогенность рассматривают как дополнительную адаптацию для уменьшения смертности особей во время 1-го гонотрофического цикла и поддержания некоторой численности вида при отсутствии прокормителей. Существуют по меньшей мере два облигатно автогенных северных вида комаров — *Aedes repeli* Vock. и *Wyeomyia smithii* Coq. (Istock e. a., 1975). Однако более характерно наличие автогенности лишь в отдельных популяциях того или иного вида Culicidae (Виноградова, 1965, 1968; Глухова, 1979).

Во многих случаях остается неясным таксономический статус автогенных и неавтогенных форм. Считают (Аксенова, 1979; Spielman, 1974), что у *Culex pipiens* автогенные и неавтогенные популяции генетически изолированы благодаря наличию временных и пространственных барьеров, а также различному поведению при спаривании. Последний аргумент не представляется бесспорным, поскольку экспериментально доказано успешное спаривание самок автогенной формы *C. p. molestus* с самцами неавтогенных *C. p. pipiens* и *C. p. fatigans* (Виноградова, 1965). Против биологической обособленности автогенных и неавтогенных комаров свидетельствуют также данные из Абхазии: там наблюдали происхождение автогенных *C. p. molestus* от неавтогенных *C. p. pipiens* и постепенное нарастание их доли в популяции (Сичинава, 1978). Трудно согласиться с позицией авторов (Ellis, Brust, 1973), которые разделяют вид *Aedes communis* Deg. на три сиблинг-вида: два из них — *A. communis* и *A. nevadensis* — считаются неавтогенными, а третий — *A. churchillensis* — облигатно автогенным. Однако в подавляющем большинстве биотопов *A. communis* и *A. churchillensis* встречаются совместно и успешно спариваются между собой.

Известно, что все массовые виды комаров в высшей степени политипичны (Гуцевич, 1979; Crovello, Hacker, 1972; Moore, 1979). Тем не менее исследование генетических различий между внутривидовыми группировками, заметно дифференцированными по окраске и поведению, не дает доказательств их полной изоляции (Tabachnick e. a., 1979). Анализ работ по разным видам комаров (Moore, 1963; Spadoni e. a., 1974; O'Meara, Edman, 1975; Mori, 1976) убеж-

дает в том, что резкие хронографические сдвиги частоты автогенных особей в той или иной местности являются следствием колебаний генетического состава одной, полиморфной по автогенности, популяции.

Установлено сложное полигенное наследование автогенности (Hoyer, Rozeboom, 1976; Trpis, 1978), а также зависимость ее проявления от целого ряда внешних факторов, особенно от личиночного питания (Hudson, 1970; O'Meara, Krasnick, 1970; Nayyar e. a., 1979). Это позволяет считать автогенное развитие яичников важнейшей экологической характеристикой популяций кровососущих комаров (Виноградова, 1968; Rioux e. a., 1974; Trpis, 1977).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В статье обсуждаются результаты исследований, проведенных в 1973, 1974, и 1979 гг. на Южном Ямале, в среднем течении р. Хадытыяхи (67° с. ш.). В задачи входило определение степени автогенности у отдельных видов комаров, а также в группах особей одного вида при неодинаковых условиях развития личинок.

Подробная характеристика района работ, методики взвешивания личинок и определения плотности личиночного населения описаны ранее (Николаева, 1980). Куколок комаров отлавливали в пойменных водоемах и содержали в аквариумах. Новорожденных самок пересаживали в марлевые садки, предоставляя им для питания воду и сахарный сироп. Вскрытие и подсчет фолликулов производили под МБС-1 на 8—10-е сутки после вылета. Всего за три года было вскрыто 2390 самок 7 видов комаров.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначально автогенные самки были найдены у 4 видов *Aedes*: *A. communis* Deg., *A. hexodontus* Dyar, *A. impiger* Walk. и *A. pullatus* Coq. (Николаева, 1975), а впоследствии также у *A. punctor* Kirby. Не обнаружено автогенных особей у *A. excrucians* Walk. и *A. nigripes* Zett.

Данные, полученные для массового вида *A. communis*, свидетельствуют о высокой изменчивости показателя автогенности в группах самок, личиночное развитие которых протекало в разных водоемах и в разные сроки. В 1973 г. автогенные самки составляли 32.5% от общего числа вскрытых, при этом их доля в разных выборках варьировала от 12 до 80%. Из-за одновременного появления личинок в разных водоемах вылет имаго в этом сезоне был растянут на 22 дня. Вылет комаров из водоемов с высокой плотностью личинок (2700—3500 экз./м²) происходил в 2 раза дольше, чем из водоемов с низкой плотностью (400—1200 экз./м²), и был сдвинут на более поздние сроки. Развитие личинок при высокой плотности в дальнейшем не приводило к заметному снижению способности самок развивать автогенные яйца: в водоемах с низкой плотностью на долю автогенных самок приходилось 34%, а в водоемах с высокой плотностью — 32% особей. Наибольший процент автогенных (45—80%) отмечали у самок, вылетевших из двух густонаселенных водоемов.

В целой выборке *A. communis* автогенные самки составили 21% у комаров раннего вылета (25 июня—4 июля) и 58% у комаров позднего вылета (8—13 июля). Развитие личинок младших возрастов в первом случае протекало при средней температуре воды 9.5° , а во втором — при 16.7° . Предположительно, температурные условия определили различия в степени автогенности двух этих групп комаров (Николаева, 1975). Развитие при неодинаковых температуре и плотности сопровождалось изменчивостью веса личинок и куколок. Во всех водоемах ранние куколки отличались более крупным весом, чем поздние. Тем не менее мелкие особи проявляли способность к автогенному развитию в большей степени, нежели крупные: если среди крупных самок автогенные составляли 29%, то среди мелких их доля увеличивалась до 62%.

В 1974 г. автогенное развитие яичников отмечено у 36.8% самок *A. communis*, при этом их доля в выборках из разных водоемов колебалась от 8 до 70% (Николаева, 1979). В этом сезоне не наблюдалось различий по степени

автогенности у комаров раннего (6—12 июля) и позднего (13—19 июля) вылетов: в первой группе автогенные самки составляли 40%, во второй — 34%. Личинки, включая младшие стадии, развивались при сходных температурах: 12.7 и 15.2 °. В то же время отмечено достоверное снижение доли автогенных самок у комаров из водоемов с высокой плотностью. Так, у самок из водоемов с плотностью 166—1600 экз./м² насчитывалось 49% автогенных, а у самок из водоемов с плотностью 2176—6300 экз./м² — только 28% ($t=5.2$). В отличие от прошлого сезона мелкие самки из водоемов с высокой плотностью проявляли такую же способность к автогенному развитию, как и крупные: из 427 крупных особей автогенные составляли 38%, из 152 мелких — 34%. В 1974 г. изменилось соотношение автогенных и неавтогенных особей в исследованных водоемах. Там, где плотность личинок по сравнению с 1973 г. не изменилась, доля автогенных самок снизилась на 12—13%; напротив, в водоемах, где плотность уменьшилась, их доля возросла на 22—38%.

В 1979 г. произошли существенные изменения в численности и пространственном распределении популяции личинок *A. communis*. Обилие личинок возросло до 60 600 экз./га пойменного биотопа, тогда как в 1973 и 1974 гг. оно не превышало 23 400—29 300 экз./га. Однако за счет расширения площади водоемов, заселенных личинками, плотность оставалась исключительно низкой — в среднем 416 экз./м² воды. Это в 2.5—4 раза меньше их плотности в прежние сезоны (Николаева, 1980). Доля автогенных особей была лишь немногим меньше, чем в 1974 г. — 30.4% ($t=2.7$), и не отличалась от таковой в 1973 г. Данные о встречаемости автогенных самок в группах особей из разных водоемов приводятся в табл. 1. В отличие от прежних лет сузились пределы варьирования этого признака у разных групп *A. communis*: доля автогенных самок колебалась от 15 до 60%.

Т а б л и ц а 1
Встречаемость автогенных особей у *A. communis* из водоемов
с разной плотностью личинок *Aedes* (1979 г.)

№ водоема	Плотность экз./м ²	Время вылета	Число		
			вскрытых особей	автогенных особей	
				абс.	%
I	176 (130)	4—6 VII	56	28	50.0
II	250 (148)	29—30 VI	22	14	60.4
		1—2 VII	27	9	33.3
III	272 (158)	2—5 VII	27	6	22.2
IV	283 (154)	3—5 VII	21	6	28.6
		6—7 VII	32	14	43.6
V	307 (227)	4—6 VII	39	6	15.4
VI	411 (235)	3—6 VII	22	6	27.2
VII	960 (838)	1—3 VII	40	24	60.0
VIII	1193 (990)	4—6 VII	93	21	22.6
		7—9 VII	65	17	26.1
		5—6 VII	78	22	21.8
IX	1408 (1112)	5—7 VII	71	14	19.9
		8—9 VII	59	11	18.6

Примечание. В скобках — плотность личинок *A. communis*.

Развитие личинок в этом году проходило довольно дружно, при средней температуре воды 13.5 °; вылет большей части самок завершился за 12 дней. Каких-либо закономерных изменений в проявлении автогенности у самок разного времени вылета не наблюдалось. Однако вновь проявились различия между особями из водоемов с низкой и высокой плотностью. Среди самок, развивавшихся при плотности 176—411 экз./м², автогенные составляли 36%, а среди развивавшихся при плотности 960—3568 экз./м² — 27% ($t=2.4$). Только в двух случаях самки из малонаселенных водоемов (III и V) характеризовались довольно низкой степенью автогенности. Одновременно наблюдалась тенденция к снижению веса личинок и куколок из водоемов с повышен-

ной плотностью: при низкой плотности средний сырой вес особей достигал 7.34 мг, а при высокой — 7.02 мг ($t=3.5$). По сравнению с более ранними наблюдениями дифференцировка особей по весу была выражена слабо. Если в 1972—1974 гг. коэффициент вариации среднего веса личинок IV стадии и куколок в популяции *A. communis* составлял 19.4—25.0%, то в 1979 г. только 10.3% (Николаева, 1979). Таким образом, в этом году более однородная реакция комаров на условия личиночного развития проявилась как по скорости роста, так и по признаку автогенности.

Доля автогенных самок в популяции *A. pullatus* составляла в 1973 г. 19.7%, в 1974 г. — 9.7% и в 1979 г. — 21.5%. Мы предполагаем, что резкое снижение величины в 1974 г. связано с ограниченностью выборки (42 особи из трех водоемов), тогда как в 1973 г. было вскрыто 90, а в 1979 г. — 654 особи. Обилие личинок *A. pullatus* достигало в 1973 г. 2400 экз./га биотопа, в 1974 г. — 1250 экз./га, а к 1979 г. возросло до 16 630 экз./га. Встречаясь во многих водоемах совместно с *A. communis*, личинки *A. pullatus* сами не создают больших скоплений. В 1979 г. они развивались при средней плотности 114 экз./м², в более ранние сезоны — при плотности 81—120 экз./м². Размеры личинок и сроки их развития совпадали с таковыми для *A. communis*. Соотношение автогенных самок в разных выборках варьировало от 8.7 до 60%, но распределение их по водоемам было иным, чем у *A. communis*: доля автогенных самок, вылетевших из водоемов с низкой плотностью (I—VI), составляла 18.5%, а из водоемов с высокой плотностью (VII—X) — 26.6% (табл. 2).

Т а б л и ц а 2
Встречаемость автогенных особей у *A. pullatus* из водоемов
с разной плотностью личинок *Aedes* (1979 г.)

№ водоема	Плотность экз./м ²	Время вылета	Число		
			вскрытых особей	автогенных	особей
				абс.	%
I	176 (44)	4—6 VII	40	24	60.0
II	250 (102)	29—30 VI	60	8	13.3
		1—2 VII	100	14	14.0
III	272 (114)	2—5 VII	46	4	8.7
IV	283 (129)	3—5 VII	54	6	11.1
		6—7 VII	52	9	17.3
V	307 (80)	4—6 VII	24	3	12.5
VI	411 (164)	3—6 VII	34	8	24.7
VII	960 (122)	1—3 VII	57	13	22.8
VIII	1193 (187)	4—6 VII	32	8	25.0
		7—9 VII	49	11	22.4
IX	1408 (296)	5—6 VII	66	28	42.4
X	3568 (360)	5—7 VII	40	5	12.5

Примечание. В скобках — плотность личинок *A. pullatus*.

У третьего многочисленного вида — *A. hexodontus* — доля автогенных самок достигала в 1973 г. 33.3% и в 1974 г. — 36.6%. Численность личиночного населения оставалась неизменной: соответственно 427 и 514 экз./га биотопа. В 1979 г. в исследованных водоемах личинок этого вида не обнаружено.

Исследования показали, что в разные годы при разном уровне численности доля автогенных самок в популяции *A. communis* существенно не менялась, составляя 30.4—36.8%. Соотношение автогенных и неавтогенных особей у *A. pullatus* и *A. hexodontus* в течение двух лет также было стабильным. В то же время доля автогенных самок в отдельных микропопуляциях этих видов (т. е. в группах особей из разных водоемов) значительно варьировала. Подобное распределение автогенных самок свидетельствует о наличии в популяциях этих видов сбалансированного полиморфизма, для которого характерна определенная зависимость между численностью того или иного генотипа и экологическими условиями.

Ввиду сложного наследования автогенности трудно разграничить влияние генетического и экологических факторов на степень выраженности этого при-

знака. Более того, в природных условиях мы не можем отдельно оценить влияние каждого экологического фактора. Колебания соотношения автогенных и неавтогенных самок отражают неодинаковое воздействие на личинок многообразных сочетаний этих факторов в исследованных водоемах.

Л и т е р а т у р а

- А к с е н о в а А. С. Биология комаров *Culex pipiens* L. и обоснование системы мероприятий по ликвидации их массового выплода в городах. — Автореф. канд. дис. М., 1979. 25 с.
- В и н о г р а д о в а Е. Б. Автогенное развитие яичников у кровососущих комаров. — Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 2, с. 210—219.
- В и н о г р а д о в а Е. Б. О некоторых промежуточных формах у кровососущих комаров комплекса *Culex pipiens* L. (Diptera, Culicidae). — В кн.: Проблемы эволюции. Т. 1. Новосибирск, Наука, 1968, с. 169—183.
- Г л у х о в а В. М. Система и эволюция семейства Ceratopogonidae (Diptera). — Автореф. докт. дис. Л., ЗИН АН СССР, 1979. 52 с.
- Г у ц е в и ч А. В. Проблема вида у кровососущих двукрылых. — В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л., ЗИН АН СССР, 1979, с. 17—18.
- Н и к о л а е в а Н. В. Автогенное развитие яичников у комаров рода *Aedes* (Diptera, Culicidae) на Южном Ямале. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 11, с. 1643—1647.
- Н и к о л а е в а Н. В. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Южного Ямала. — Автореф. канд. дис. Л., ЛГУ, 1979. 20 с.
- Н и к о л а е в а Н. В. Экология личинок кровососущих комаров Южного Ямала. Препринт. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1980. 67 с.
- С и ч и н а в а Ш. Г. Биологические особенности комаров комплекса *Culex pipiens* (Culicidae) в Абхазии. — Паразитология, 1978, т. 12, вып. 6, с. 523—528.
- С r o v e l l o T. J., H a c k e r C. S. Evolutionary strategies in life table characteristics among feral and urban strains of *Aedes aegypti* L. — Evolution, 1972, vol. 26, N 2, p. 185—196.
- E l l i s R. A., B r u s t R. A. Sibling species delimitation in the *Aedes communis* (Degeer) aggregate (Diptera: Culicidae). — Can. J. Zool., 1973, vol. 51, N 9, p. 915—959.
- H o y e r L. C., R o z e b o o m L. E. Inheritance of autogeny in the *Aedes scutellaris* subgroup of mosquitoes. — J. Med. Entomol., 1976, vol. 13, N 2, p. 193—197.
- H u d s o n A. Factors effecting egg maturation and oviposition by autogenous *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae). — Can. Entomol., 1970, vol. 102, N 8, p. 939—949.
- I s t o c k C. A., W a s s e r m a n S. S., Z i m m e r H. Ecology and evolution of the pitcher-plant mosquito. 1. Population dynamics and laboratory responses to food and population density. — Evolution, 1975, vol. 29, N 2, p. 296—312.
- M o o r e C. G. Seasonal variation in autogeny in *Culex tarsalis* Coq. in Northern California. — Mosquito News, 1963, vol. 23, N 3, p. 238—242.
- M o o r e D. F. Hybridization and mating behavior in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). — J. Med. Entomol., 1979, vol. 16, N 3, p. 223—226.
- M o r i A. Автогения у комара *Tripteroides bambusa*. Натвай ираку, Trop. Med., 1976, vol. 17, N 4, p. 177—179.
- N a y a r J. K., P i e r c e P. A., H a e g e r J. S. Autogeny in *Wyeomyia vanduzeei* in Florida. — Entomol. exp. et appl., 1979, vol. 25, N 3, p. 311—316.
- O' M e a r a G. F., E d m a n J. D. Autogenous egg production in the salt-marsh mosquito, *Aedes taeniorhynchus*. — Biol. Bull., 1975, vol. 149, N 2, p. 384—396.
- O' M e a r a G. F., K r a s n i c k G. J. Dietary and genetic control of the expression of autogenous reproduction in *Aedes atropalpus* (Coq.) (Diptera: Culicidae). — J. Med. Entomol., 1970, vol. 7, N 3, p. 328—334.
- R i o u x J.-A., C o u s s e r a n s J., C r o s e t H., G a b i n a u n d A. Présence du caractère autogène dans les populations d'*Aedes* (O.) detritus (Haliday) du «midi» méditerranéen et de la Corse. — Ann. parasitol. hum. et comp., 1974, vol. 49, N 1, p. 129—130.
- S p a d o n i R. D., N e l s o n R. L., R e e v e s W. C. Seasonal occurrence, egg production and blood-feeding activity of autogenous *Culex tarsalis*. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1974, vol. 67, N 6, p. 895—902.
- S p i e l m a n A. Bionomics of autogenous mosquitoes. — Ann. Rev. Ent., 1971, vol. 16, p. 231—248.
- T a b a c h n i c k W. J., M u n s t e r m a n n L. E., P o w e l l J. R. Genetic distinctness of sympatric forms of *Aedes aegypti* in East Africa. — Evolution (USA), 1979, vol. 33, N 1, p. 287—295.
- T r p i s M. Autogeny in diverse populations of *Aedes aegypti* from East Africa. — Tropenmed. und Parasitol., 1977, vol. 28, N 1, p. 77—82.
- T r p i s M. Genetics of hematophagy and autogeny in the *Aedes scutellaris* complex (Diptera: Culicidae). — J. Med. Entomol., 1978, vol. 15, N 1, p. 73—80.

AUTOGENY IN POPULATIONS OF BLOODSUCKING MOSQUITOES
FROM SOUTH JAMAL (CULICIDAE)

N. V. Nikolaeva

SUMMARY

After three-year studies a degree of autogeny in populations of *Aedes communis*, *A. pullatus* and *A. hexodontus* was defined. In various seasons a share of autogenous females in *A. communis* was stable enough amounting to 30—37%. At the same time considerable variations in the degree of autogeny in some micropopulations of this species were observed. Variations in the ratio between autogenous and non-autogenous individuals reflect a dissimilar effect of varied combinations of ecological factors upon larvae of mosquitoes.
